氧化铈纳米颗粒种子引发对盐胁迫下辣椒种子萌发及幼苗生长的影响

秦中维，林欣琪，魏茜雅，梁腊梅，李映志*

（广东海洋大学 滨海农业学院，广东 湛江 524088）

摘要：因具有较强的自由基清除能力和类抗氧化酶特性，氧化铈纳米颗粒（CeO_2NP_S）已被证明可提高植物的耐盐性，但其对辣椒种子引发作用和机制尚不明确。为揭示 CeO_2 NP_S 种子引发处理辣椒对盐胁迫下的萌发及幼苗生长的影响，以辣椒品种（*Capsicum annuum*）茂蔬 360 为试验材料，设置了 7 个 CeO_2 NP_S 浓度（0、0.05、0.1、0.2、0.3、0.4、0.5 mmol・L^{-1})，以未引发处理组为对照，研究了不同浓度 CeO_2NP_S 引发处理后对盐胁迫下辣椒种子萌发、幼苗生物量和生理生化指标的影响。结果表明：（1）0.5 mmol・L^{-1} CeO_2NP_S 处理后的种子，其可溶性蛋白质、脯氨酸含量和过氧化氢酶（CAT）活性、还原型抗坏血酸（AsA）含量和 AsA/DHA 比值显著提高，超氧阴离子($O_2^{\cdot -}$)含量显著降低；盐胁迫下，该处理的种子的发芽率、发芽势、发芽指数、活力指数最大。（2）0.4 mmol・L^{-1} CeO_2NP_S 种子引发处理的幼苗在盐胁迫下的鲜重、干重和根长最大，幼苗的可溶性蛋白质、还原型抗坏血酸（AsA）含量和 AsA/DHA 比值均显著提高。综上认为，CeO_2NP_S 引发处理可通过降低种子水势、促进贮藏物质代谢和提高抗氧化能力来提高种子在盐胁迫下的发芽率；同时可在苗期通过增强蛋白合成和抗坏血酸-谷胱甘肽循环（AsA-GSH）来促进盐胁迫下幼苗的生长。

关键字：纳米氧化铈，辣椒，种子引发，盐胁迫，幼苗生长

Effect of Cerium oxide nanoparticles seed priming on the seed germination and seedling growth of pepper under salt stress

QIN Zhongwei, LIN Xinqi, WEI Qianya, LIANG Lamei[1], LI Yingzhi*

(*Binhai Agricultural College,Guangdong Ocean University,* Zhanjiang, Guangdong 524088, China)

Abstract: Cerium oxide nanoparticles (CeO_2NP_S) have been shown to improve the salt tolerance of plant due to the potential to eliminate free radicals and the anti-oxidation properties. However, the effects and mechanisms of seed priming with CeO_2NP_S on pepper plant are unclear. To reveal impacts of CeO_2NP_S seed priming on the germination and seedling growth of peeper plants under salt stress, using the Maoshu 360 variety of pepper（*Capsicum annuum*）as material, a total of 7 concentrations of treatments (0, 0.05, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5 mmol・L^{-1}) and a control of un-treatment were carried out to investigate effects of CeO_2NP_S seed priming on seed germination rate, biomass, and selected physiological and biochemical indexes under salt stress. The results were as follows: (1) In the seeds primed with 0.5 mmol・L^{-1} cerium oxide nanoparticles, reduced levels of the superoxide anion ($O_2^{\cdot -}$), increased activity of protein synthesis, elevated level of proline as well as increased activity of catalase (CAT), elevated content of ascorbic acid (AsA) and ratio of AsA/DHA were observed. (2)There was no loss of viability for the seeds primed with cerium oxide nanoparticles. Indeed their germination rate and germination potential were enhanced under salt stress, and their germination index, and vigor index were improved under salt stress. (3) Under salt stress, seedlings from seeds primed with 0.4 mmol・L^{-1} cerium oxide nanoparticles shown the highest fresh weight, dry weight, and root length; additionally, soluble protein content, ascorbic acid (AsA) content and AsA/DHA ratio were also improved. In conclusion, seed priming with CeO_2NP_S could enhance seed germination under salt stress by decreasing seed water potential, accelerating storage substances metabolism and improving antioxidant capacity; also, seed priming with CeO_2NP_S could promote seedling growth through boosting protein synthesis and ascorbic acid-glutathione cycle (AsA-GSH).

Key words: Cerium oxide nanoparticles, pepper, seed priming, salt stress, seedling growth

土壤盐渍化是阻碍农作物生产力提高的主要非生物胁迫因素之一，可影响种子的顺利萌发和幼苗的健康生长（Yan et al., 2022）。盐胁迫易使细胞中有毒离子(Na^+和 Cl^-)过量积累，抑制水分吸收（Yang et al., 2020），同时会

基金项目：广东省科技厅科技计划项目（2016A020210116，2012A020602051）；广东海洋大学创新强校工程科研项目（GDOU2016050256，GDOU2013050217）。

第一作者：秦中维（1997-），硕士研究生，研究方向为热带滨海作物逆境生理生态，（E-mail）1198674844@qq.com。

***通信作者：**李映志，博士，教授，研究方向为热带园艺植物栽培与育种研究，（E-mail）liyz@gdou.edu.cn。

导致大量活性氧（reactive oxygen species, ROS）的产生，如过氧化氢(hydrogen peroxide, H_2O_2)和超氧阴离子(superoxide anion, $O_2^{\cdot -}$)（Yin et al.，2021），使细胞膜遭受氧化毒害，导致氧化应激反应，不仅辣椒（*Capsicum annuum*）、驼蹄瓣属（*Zygophyllum*）、白菜（*Brassica rapa*）等植物种子的萌发受到影响 (Gammoudi et al.，2020; Hussain et al., 2020; Zhou et al., 2022)，还影响了辣椒、牛角瓜（*Calotropis gigantea*）、小麦（*Triticum aestivum*）等幼苗的正常生长(Ke et al., 2018; 肖中林，2022；Nouman ＆Aziz, 2022)，甚至降低稻（*Oryza sativa*）等作物的产量（沙汉景等，2017）。因此，探究如何提高种子在盐胁迫下的发芽率，并增强植株的盐胁迫耐受能力，对解决我国土壤盐渍化、保障作物的安全及社会稳定发展具有重大意义（Raffaella et al., 2022）。

种子引发是一种新兴的应对盐渍化胁迫的种子处理技术，即在种子发芽前用天然和/或合成引发剂处理，诱导种子进入特定的生理状态，可通过记忆效应使植物通过改变关键信号分子、转录因子等来抵御生长期发生的盐胁迫（Shang et al., 2019; Goyal et al., 2021）。多种纳米材料如纳米氧化锌颗粒（ZnONPs）、纳米硒颗粒（SeNPs）、纳米氧化铈颗粒（CeO_2NPs）等被用于种子引发（Rawashdeh et al., 2020；Prakash et al., 2021; Sardar et al., 2022）。其中，CeO_2NPs是一种新兴纳米材料，因具有超强自由基清除能力被广泛运用于医疗、化妆品行业，近年来也被运用于纳米农业中（Newkirk et al., 2018）。CeO_2NPs通过 Ce^{3+}和 Ce^{4+}悬空键模拟抗氧化酶活性减少 ROS 的过度积累，从而缓解植物的氧化应激反应，提高植物对逆境的耐受性。Khan 等（2021）研究发现，CeO_2NPs通过种子引发处理后可提高芸薹（*Brassica rapa*）种子的α-淀粉酶活性和清除过量 ROS，并提高其在盐胁迫下的发芽率，同时可在苗期通过提高盐胁迫下芸薹幼苗的 SOD、POD 活性和可溶性糖含量，进而增强芸薹的耐盐性，最终促进芸薹生物量的提高。目前有关 CeO_2NPs通过种子引发处理对辣椒盐胁迫下生长发育影响方面的研究还罕有报道。辣椒，为茄科辣椒属植物，由于其具有促进食欲、改善消化、抗菌杀虫等作用，深得广大群众的喜欢(邹学校等，2022)。目前，我国已成为鲜辣椒产量最高的国家，种植面积为 78 万 hm^2，产量为 1900 万 t（王立浩等，2010）。其果实含有大量的生物活性化合物（如辣椒素），在食品、医药、化妆品行业中有广泛的应用前景（张天举等，2019）。

为探究辣椒耐盐碱栽培技术措施及其耐盐机制，本研究以茂蔬 360 为试验材料, 通过种子引发处理和生理生化分析，旨在弄清（1）CeO_2NPs种子引发处理对盐胁迫下辣椒种子萌发、幼苗生长的影响；（2）CeO_2NPs种子引发处理提高辣椒耐盐性的最佳浓度；（3）种子引发处理提高辣椒耐盐性的可能作用机制。

1 材料与方法

1.1 供试材料

本试验于 2022 年 3 月至 8 月在广东海洋大学滨海农业学院进行。供试材料为辣椒，品种为茂蔬 360。

1.2 试验设计

1.2.1 种子引发处理

参考Newkirk等(2018)的方法合成氧化铈纳米颗粒(CeO_2NPs)溶液,并将新合成的CeO_2 NPs溶液保存在4 ℃，然后分别配置成浓度为 0、0.05、0.1、0.2、0.3、0.4、0.5 mmol•L^{-1}（分别用 S0、S0.05、S0.1、S0.2、S0.3、S0.4、S0.5 表示）的 CeO_2NPs 溶液，其中，0 mmol• L^{-1} CeO_2NPs 溶液（S0）为渗透缓冲液，由 100 mmol•L^{-1} TES 和 100 mmol•L^{-1} $MgCl_2$ 组成，用 HCl 调节 pH 为 7.5，作为 CeO_2NPs 溶液的阴性对照。挑选粒大饱满、大小均一的辣椒种子约 2 g 置于烧杯中，分别加入 10 mL 不同浓度的 CeO_2NPs 溶液，封口后置于培养箱中引发 24 h。然后用蒸馏水将种子冲洗干净，滤纸吸干后回干至初始含水量。

1.2.2 种子发芽

将未引发处理（CK）和引发处理的辣椒种子置于标准发芽皿（10 cm×10 cm×5 cm）中，加入 5 mL 的 100 mmol•L^{-1} 的 NaCl 溶液模拟盐胁迫，放置在 25 ℃的光照培养箱中进行发芽试验，每个处理 60 粒种子，重复 3 次。

1.2.3 幼苗生长

将未引发处理（CK）和不同浓度 CeO_2NPs 引发处理后的辣椒种子分别播种于混有蛭石椰糠的育苗盘中，每盘播 50（5×10）粒发芽种子，并浇入浓度为 100 mmol•L^{-1} 的 NaCl 溶液模拟盐胁迫。于室温下培养至幼苗两叶一心取样，进行各项指标的测定。

1.3 指标测定

1.3.1 种子萌发指标

以胚根突破种皮 2 mm 作为种子萌发过程中的发芽标准。保持每天记录辣椒种子的发芽数，直到无种子发芽

为止。参考 Gammoudi（Gammoudi et al., 2020）等的方法计算发芽势（germination potential）、发芽率（germination rate）、发芽指数(germination index)、活力指数（vigor index）。

发芽势（GP）=（3d 内发芽数/供试种子数）×100%;

发芽率（GR）=（发芽结束后的发芽种子数/供试种子数）×100%;

发芽指数（GI）=Σ(Ni/ti）

活力指数（VI）=GP*（苗高+根长）

式中：Ni 为培养第一天发芽的种子数，ti 是从开始到第一次发芽的日子。

1.3.2 生长指标

待辣椒幼苗长至两叶一心时，选取长势一致的幼苗，全株采回后立即清洗擦干，用游标卡尺测量株高、根长，电子天平称量幼苗鲜重，然后将样品置于烘箱 105 ℃杀青 30 min，随后转至 80 ℃烘干至恒重，记录干重。

1.3.3 生理指标

将引发后的辣椒种子及长至两叶一心的幼苗进行取样，并测定生理指标。采用硫代巴比妥酸法（Velikova et al., 2000）测定丙二醛（MDA）含量（nmol • g^{-1}），采用 SChneider（SChneider ＆Schlegel, 1981）等的方法测定超氧阴离子($O_2^{\cdot-}$)含量(μmol • g^{-1})，采用蒽酮比色法（张璐，2017）测定可溶性糖含量（mg • g^{-1}）、高俊凤（2006）的考马斯亮蓝染色法测定可溶性蛋白质含量（mg • g^{-1}），采用 Wang 等（1991）的方法测定还原型抗坏血酸（reduced ascorbic acid，A_SA）和脱氢抗坏血酸（dehydroascorbic acid，DHA）含量（nmol • g^{-1}），采用 Nakano＆Asada（1981）的方法测定抗坏血酸过氧化物酶活性（ascorbate peroxidase，APX），酶活性以[U •（g • min^{-1}]表示，采用试剂盒法（索莱宝）测定超氧化物歧化酶（superoxide dismutase，SOD）、过氧化氢酶（catalase，CAT）、过氧化物酶（peroxidase，POD）活性，酶活性以 U • g^{-1} 表示，采用试剂盒法（索莱宝）测定脯氨酸含量（μg • g^{-1}）。

1.4 数据统计与分析

利用 SPSS 26.0 统计分析软件处理试验数据，Excel 作图。

2 结果与分析

2.1 CeO_2NP_S 种子引发处理对盐胁迫下辣椒种子萌发的影响

辣椒引发处理种子与未引发处理种子在盐胁迫下的萌发情况结果显示（表 1），不同浓度 CeO_2NP_S 种子引发处理均能促进盐胁迫下的辣椒种子萌发， S0.5 处理组的种子的发芽率最高，比未引发处理组的种子提高了 34.59%，且发芽势为未引发处理组的 12 倍。不同数据显示，CeO_2 NP_S 启动显著提高发芽指数（GI）。在盐胁迫下，所有的引物浓度似乎都能改善发芽指数（GI）、活力指数（VI），S0.5 处理组的 GI 和 VI 均达到最高水平（与未引发处理组组相比分别提高了 399.57、7.84）。

表 1 CeO_2NP_S 种子引发处理对盐胁迫下辣椒种子萌发的影响

Table 1 Effect of CeO_2NP_s priming on pepper seeds germination under salt stress

处理 treatment	发芽率 germination rate (%)	发芽势 germination potential （%）	活力指数 activity index	发芽指数 germination index
CK	73.89±6.74c	6.11±0.96c	34.01±5.35d	10.72±0.90c
S0	92.22±5.09ab	60.00±1.67ab	325.26±9.04c	16.25±0.66b
S0.05	91.11±6.74ab	56.11±4.19b	305.13±22.81c	15.70±1.06b
S0.1	92.78±2.55ab	63.33±4.41ab	360.40±25.09bc	16.70±0.09b
S0.2	88.89±6.31b	59.44±8.55b	350.90±50.49bc	16.07±1.12b
S0.3	94.44±1.92ab	60.56±11.10ab	354.25±64.92bc	16.76±0.91b
S0.4	93.89±5.36ab	66.67±2.89ab	402.00±17.41ab	17.28±0.95ab
S0.5	99.44±0.96a	71.67±6.67a	433.58±40.33a	18.56±0.65a

注： 同列不同小写字母表示差异显著（$P < 0.05$）。CK 为对照组。S0~S0.5 分别代表不同浓度 CeO_2NP_S 处理组，分别是 0、0.05、0.1、0.2、0.3、0.4、0.5 mmol • L^{-1}。下同。

Notes：Different lowercase letters within same column indicate significantly differences at $P < 0.05$. CK indicates control group. S0 to S0.5 indicate different CeO_2NP_s concentration treatments: 0, 0.05, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5 mmol • L^{-1}. The same below.

2.2 CeO_2NP_S 引发处理对盐胁迫下辣椒幼苗生长的影响

盐胁迫下引发处理后的幼苗与未引发处理幼苗生长状况的结果显示（表 2），适宜浓度 CeO_2NP_S 引发处理能促进盐胁迫下的辣椒幼苗的生长。S0.4 处理组的幼苗的鲜重、干重和根长均显著高于未引发处理组，分别提高了 35.75%、135.33%、35.48%，但株高显著低于未引发处理组，说明种子引发处理能够显著促进幼苗根系的生长。

表 2 CeO_2NP_S 种子引发处理对盐胁迫下辣椒幼苗生长的影响

Table 2 Effect of CeO_2NP_S priming on growth of pepper seedlings under salt stress

处理 Treatment	鲜重 Fresh weight（mg）	干重 Dry weight（mg）	株高 Plant height（cm）	根长 Root length（cm）
CK	44.10±1.97b	1.50±0.10d	3.74±0.17a	2.17±0.14d
S0	34.77±3.74d	1.63±0.12d	3.29±0.19b	2.40±0.14c
S0.05	37.80±2.16cd	1.63±0.32d	3.35±0.21b	2.42±0.06c
S0.1	43.03±5.61bc	2.80±0.35b	2.87±0.09d	2.95±0.15a
S0.2	58.27±0.85a	3.50±0.17a	3.35±0.11b	2.80±0.09b
S0.3	39.50±1.39bcd	2.17±0.15c	3.24±0.13bc	2.89±0.14ab
S0.4	59.87±0.45a	3.53±0.12a	3.36±0.13b	2.94±0.16a
S0.5	44.23±0.84b	2.37±0.21c	3.08±0.13c	2.83±0.18ab

2.3 CeO_2NP_S 种子引发处理后的辣椒种子生理生化变化

2.3.1 CeO_2NP_S 种子引发处理后对辣椒种子氧化应激反应的影响

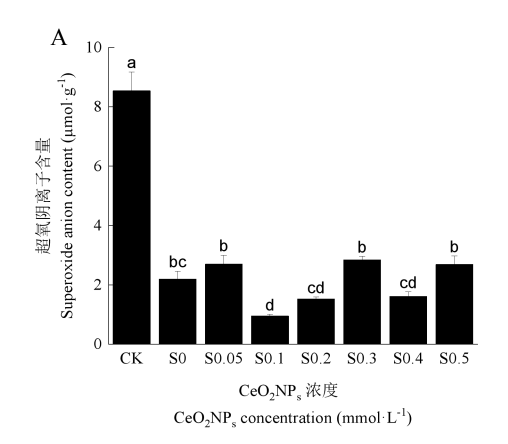
辣椒引发处理后的种子与未引发处理的种子超氧阴离子（图 1：A）、丙二醛（图 1：B）含量的结果显示，S0.5 处理组的种子的超氧阴离子含量显著低于未引发处理组，降低了 68.54%，但种子的丙二醛含量提高了 21.74%，与未引发处理组相比差异不显著。

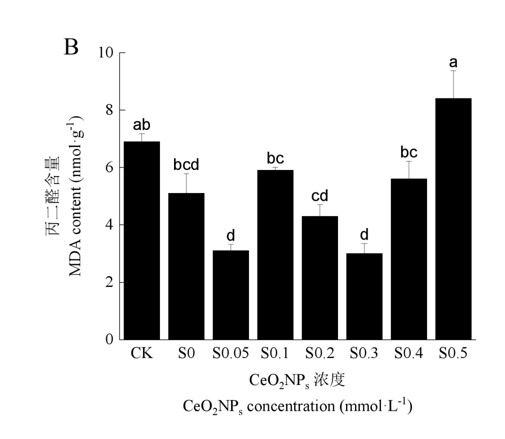
辣椒引发处理后的种子与未引发处理的种子抗氧化酶活性的结果显示（表 3），S0.5 处理组的种子的 CAT 活性显著高于未引发处理组，提高了 54.06%，但种子 POD、APX 活性显著低于未引发处理组，分别降低了 44.56%、59.98%。

辣椒引发处理后的种子与未引发处理的种子抗氧化物质含量的结果显示（表 3），S0.5 处理组的种子的 AsA 含量高于未引发处理组，提高了 8.89%，同时，S0.5 处理组的种子的 AsA/DHA 的比值与未引发处理组相比显著提高了 78.81%。

2.3.2 CeO_2NP_S 种子引发处理后对辣椒种子可溶性蛋白质、脯氨酸、可溶性糖含量的影响

辣椒引发处理后的种子与未引发处理的种子可溶性蛋白质、脯氨酸、可溶性糖含量的结果显示（表 4），S0.5 处理组的种子的可溶性蛋白质、脯氨酸含量显著高于未引发处理组，分别提高了 119.62%、114.50%，但种子的可溶性糖含量与未引发处理组相比无显著差异。





不同小写字母表示各处理间差异显著（$P < 0.05$）。下同。

Different lowercase letters indicated significant differences between treatments. The same as below.

图 1 CeO_2NP_S 种子引发处理对辣椒种子超氧阴离子(A)和丙二醛(B)含量的影响

Fig 1 Effect of CeO_2NP_S priming on Superoxide anion and MDA contents of pepper seeds

表 3 CeO_2NP_S 种子引发处理对辣椒种子抗氧化系统的影响

Table 3 Effect of CeO_2NP_S priming on antioxidant enzyme activity of pepper seeds

处理 Treatment	抗氧化酶活性 Antioxidant enzyme activities			抗氧化物质含量 Antioxidant content	
	CAT 活性 CAT activity （U•g^{-1}）	POD 活性 POD activity （U•g^{-1}）	APX 活性 APX activity [U•（g•min^{-1}）]	AsA 含量 Content of AsA (nmol•g^{-1})	AsA/DHA
CK	86.06±5.83bc	455.00±15.88a	1513.89±107.45a	5.90±0.05b	7.96±0.10c
S0	125.16±6.81a	343.85±18.09b	743.18±10.71cde	5.61±0.06b	13.81±0.72a
S0.05	87.53±5.15bc	363.97±2.13b	720.16±59.45de	5.86±0.09b	13.46±0.58a
S0.1	76.11±4.77c	288.61±17.91c	343.76±33.05f	2.88±0.09d	5.09±0.67d
S0.2	87.41±4.62bc	308.29±4.65c	1112.68±91.05b	5.52±0.05b	11.19±0.43b
S0.3	90.85±3.14b	166.11±1.06f	847.69±41.73cd	4.41±0.39c	9.14±0.22c
S0.4	97.71±5.23b	205.04±9.08e	946.01±3.69c	2.03±0.18e	4.34±0.31d
S0.5	132.65±0.11a	252.26±12.95d	605.82±10.77e	6.43±0.07a	14.23±0.96a

表 4 CeO_2NP_S 种子引发处理对辣椒种子可溶性蛋白质、脯氨酸、可溶性糖含量的影响

Table 4 Effect of CeO_2NP_S priming on soluble protein，free proline and soluble sugar contents of pepper seeds

处理 treatment	可溶性蛋白质含量 soluble protein content （mg•g^{-1}）	脯氨酸含量 proline content （μg•g^{-1}）	可溶性糖含量 soluble sugar content （mg•g^{-1}）
CK	9.86±0.10d	697.27±82.02bc	153.76±0.94a
S0	18.42±2.17c	593.06±21.67c	101.19±0.89e
S0.05	21.50±1.09ab	649.14±46.99bc	110.73±3.89d
S0.1	19.42±1.22bc	615.84±32.41c	121.77±0.30c
S0.2	22.52±0.20a	756.68±73.63b	141.82±0.55b
S0.3	20.65±1.91abc	593.91±16.99c	128.08±7.57c
S0.4	22.56±0.75a	722.26±86.93bc	129.04±1.13c
S0.5	21.64±0.39ab	1495.10±22.97a	150.93±0.28a

2.4 CeO_2NP_S 引发处理对盐胁迫下辣椒幼苗生理生化特征的影响

2.4.1 CeO_2NP_S 引发处理对盐胁迫下辣椒幼苗可溶性蛋白质、脯氨酸、可溶性糖含量的影响

盐胁迫下引发处理后的幼苗与未引发处理幼苗可溶性蛋白质、脯氨酸、可溶性糖含量的结果显示（表 5），S0.4 处理组的幼苗的可溶性蛋白质含量显著高于未引发处理组，提高了 20.51%，但幼苗的脯氨酸、可溶性糖含量均显著低于未引发处理组，分别降低了 75.02%、41.16%。

2.4.2 CeO_2NP_S 引发处理对盐胁迫下辣椒幼苗氧化应激的影响

盐胁迫下引发处理后的幼苗与未引发处理幼苗抗氧化酶活性的结果显示（表 6），S0.4 处理组的幼苗的 CAT、POD、APX、SOD 活性均显著低于未引发处理组，分别降低了 84.92%、13.58%、41.33%、61.79%。

盐胁迫下引发处理后的幼苗与未引发处理幼苗丙二醛含量的结果显示（表 6），S0.4 处理组的幼苗的丙二醛含量低于未引发处理组，降低了 20.38%。

盐胁迫下引发处理后的幼苗与未引发处理幼苗 AsA 含量（图 2：A）及 AsA/DHA 比值（图 2：B）的结果显示。S0.4 处理组的幼苗的 AsA 含量及 AsA/DHA 的比值均显著高于未引发处理组，分别提高了 111.04%、273.77%。

表 5 CeO_2NP_S 引发处理对盐胁迫下辣椒幼苗可溶性蛋白质、脯氨酸、可溶性糖含量的影响

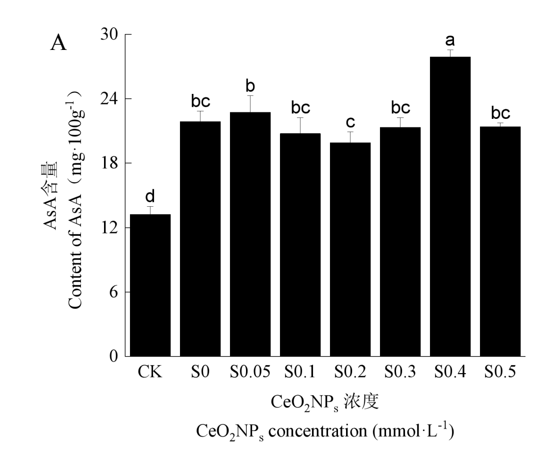
Table 5 Effect of CeO_2NP_S priming on soluble protein, free proline and soluble sugar contents of pepper seedlings under salt l stress

处理 Treatment	可溶性蛋白质含量 Soluble protein Content （mg•g-1）	脯氨酸含量 Proline content （μg•g-1）	可溶性糖含量 Soluble sugar content （mg•g-1）
CK	2.08±0.11c	247.27±12.32a	17.69±0.41b
S0	1.60±0.19d	89.90±9.95bc	16.37±0.24c
S0.05	2.18±0.24bc	95.88±7.69b	12.09±0.41e
S0.1	2.90±0.07a	73.75±6.21cd	20.50±0.32a
S0.2	2.70±0.02a	66.61±6.86d	17.30±0.46b
S0.3	2.53±0.03ab	41.96±3.97e	17.12±0.51bc
S0.4	2.51±0.25ab	61.77±5.02d	10.41±0.30f
S0.5	1.90±0.20cd	99.78±9.28b	13.59±0.16d

表 6 CeO_2NP_S 引发处理对盐胁迫下辣椒幼苗抗氧化酶活性及丙二醛含量的影响

Table 6 Effect of CeO_2NP_S priming on antioxidant enzyme activity and MDA contents of pepper seedlings under salt stress

处理 Treatment	抗氧化酶活性 antioxidant enzyme activities				丙二醛含量 MDA content (nmol•g-1)
	CAT 活性 CAT activity （U•g-1）	POD 活性 POD activity （U•g-1）	APX 活性 APX activity [U•（g•min）-1]	SOD 活性 SOD activity （U•g-1）	
CK	39.50±1.09a	486.44±5.64a	106.52±4.61b	62.17±3.75a	3.10±0.05d
S0	5.46±0.10f	124.13±11.75e	139.09±9.07a	46.47±3.16b	4.45±0.5b
S0.05	7.16±0.35e	69.83±2.11f	60.34±3.43d	9.38±0.51e	5.13±0.32a
S0.1	12.62±0.59bc	108.81±8.57e	90.24±5.86c	32.00±1.04c	2.19±0.08e
S0.2	10.78±0.77d	179.67±11.33d	86.38±2.37c	29.77±1.68c	2.43±0.2e
S0.3	14.09±0.66b	241.39±4.42c	112.86±4.93b	27.94±0.68cd	4.34±0.17bc
S0.4	5.95±0.47ef	420.38±8.08b	62.50±3.15d	23.76±1.95d	2.46±0.24de
S0.5	11.44±0.26cd	88.73±5.29f	88.04±0.74c	10.13±0.23e	3.81±0.24c



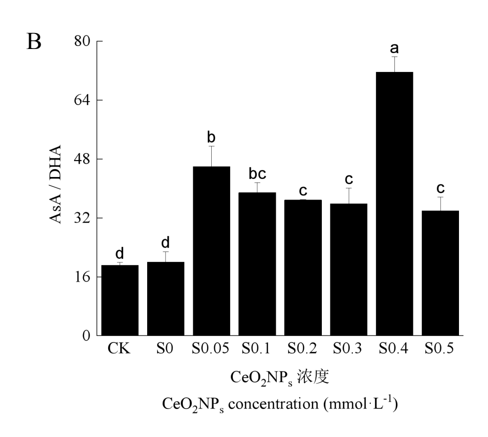


图 2 CeO_2NP_S 引发处理对盐胁迫下辣椒幼苗 AsA 含量(A)及 AsA/DHA 比值(B)的影响

Fig 2 Effect of CeO_2NP_S priming on the content of AsA and the AsA/DHA ratio of pepper seedlings under salt stress

3 讨论

3.1 CeO_2NP_S种子引发处理对盐胁迫下辣椒种子萌发的影响

盐胁迫通过渗透胁迫使植物细胞体内离子平衡和氧化还原平衡失调，从而产生过量活性氧（reactive oxygen species, ROS），导致细胞脂质过氧化、蛋白质氧化，进而使细胞膜受到损害，最终使种子萌发受到抑制（Zhang et al., 2022）。因此，选择具有清除 ROS 能力的试剂来进行种子引发处理是目前较为新兴的研究方向之一。研究表明，氧化铈纳米颗粒（CeO_2NP_S）可以通过清除 ROS、提高植物体内抗氧化酶系统等方式促进种子在非生物胁迫下的顺利萌发（Lizzi et al., 2020）。

本研究表明，S0.5 处理组的辣椒种子引发效果相对较好，可提高盐胁迫下辣椒种子的萌发速度，进而促进种子的萌发。研究中还发现，S0 处理组的辣椒种子的发芽率也远高于未引发处理组，这可能与 S0 处理组中的 $MgCl_2$ 溶质曾被作为无机的种子引发剂促进甜菜种子的萌发有关（刘晓晗等，2021）。

S0.5 处理组种子的丙二醛含量稍高于未引发处理组，表明 CeO_2NP_S 引发处理可能对种子的氧化应激平衡造成了一定程度的影响，这可能是由于纳米毒性引起。但 S0.5 处理组的种子超氧阴离子含量显著低于未引发处理组，并且脯氨酸、可溶性蛋白质、（CAT）活性、抗坏血酸（AsA）含量及 AsA/DHA 比值显著高于未引发处理组，说明 CeO_2NP_S 辣椒种子引发处理影响了种子的生理生化活动。脯氨酸的积累有助于稳定细胞质的渗透平衡、保护细胞免受氧化损伤和保护胁迫相关蛋白的合成（Gui et al., 2015; Noor et al., 2022），进一步提高如 CAT 的活性，与抗坏血酸-谷胱甘肽循环协同清除过量的活性氧含量，维持细胞的氧化还原稳态，最终减缓盐胁迫对辣椒种子萌发过程中所造成的细胞脂质过氧化程度，进而维持种子细胞膜的完整，使种子能够顺利发芽，并且其最终发芽率显著高于未引发处理组，表明 CeO_2NP_S 引发处理对辣椒种子萌发的促进作用起主导作用，同时也可以证明辣椒种子具有适应 CeO_2NP_S 毒性的保护机制。这与 Khan 等（2021）采用 0.1 mmol • L^{-1} CeO_2NP_S 引发处理提高芸薹种子盐胁迫下的发芽率的研究结果相似，表明 CeO_2NP_S 种子引发处理对促进种子非生物胁迫下的萌发具有一定的积极作用，但不同植物的最适浓度不一定相同。

3.2 CeO_2NP_S 引发处理对盐胁迫下辣椒幼苗生长及生理的影响

盐胁迫通过影响抗氧化系统的建立、抑制蛋白质合成等方式抑制植物的生长发育（Rossi et al., 2016; Hassanpouraghdam et al., 2022）。CeO_2NP_S 已被证明可促进植物的生长发育（Khan et al., 2021）。

本研究表明，S0.4 处理组的种子在盐胁迫下长成的幼苗的鲜重、干重及根系长度均达到了最大值，显著高于未引发处理组，说明适宜浓度 CeO_2NP_S 引发处理可促进盐胁迫下辣椒幼苗的生长。这与 Khan 等（2021）用 0.1 mmol • L^{-1} CeO_2NP_S 引发处理芸薹种子后，可促进盐胁迫下芸薹幼苗的生长发育的研究结果相似。同时，S0.4 处理组在盐胁迫下长成的辣椒幼苗的鲜重、干重及根长均显著高于 S0 处理组，说明 CeO_2NP_S 种子引发对幼苗生长发育的影响作用要优于 $MgCl_2$。

盐胁迫对细胞氧化应激的损伤程度可以通过 MDA 的产生和积累来识别（Deinlein et al., 2014）。本研究表明，S0.4 处理组的幼苗在盐胁迫下的丙二醛含量降低，表明 CeO_2NP_S 引发处理对减轻辣椒幼苗在盐胁迫下的脂质过氧化程度有一定的积极作用。同时，幼苗的 CAT、SOD 活性均降低，这可能与 CeO_2NP_S 因颗粒表面存在+3/+4 氧化还原态比率而使其具有独特的类抗氧化酶（CAT、SOD）活性有关（Zhao et al., 2012）。

AsA 可作为非酶类抗氧化物直接清除 ROS，也可与还原型谷胱甘肽（GSH）一起参与抗坏血酸-谷胱甘肽循环（AsA-GSH 循环）（Rong et al., 2022）。AsA/DHA 比值可反映 AsA-GSH 循环效率从而用于评价抗氧化能力和衡量植物的抗逆能力（Gao et al., 2022）。本研究表明，S0.4 处理组的幼苗在盐胁迫下的 AsA 含量及 AsA/DHA 比值显著提高，说明 CeO_2NP_S 引发处理可通过促进幼苗叶片的 AsA-GSH 循环来维持盐胁迫下幼苗的氧化应激平衡，这与 Gohari 等（2021）在 75 mmol • L^{-1} NaCl 溶液模拟盐胁迫下，对葡萄(*Vitis vinifera*)叶片进行叶面喷施 CeO_2NP_S 后，可通过促进葡萄叶片的抗坏血酸-谷胱甘肽循环，从而降低叶片 ROS 含量来缓解盐胁迫下葡萄叶片的氧化应激反应的研究结果相似。

4 结论

(1)不同浓度 CeO_2NP_S 均可促进辣椒种子在盐胁迫下的萌发，以 0.5 mmol • L^{-1} 的浓度最佳。

(2)适宜浓度 CeO_2NP_S 种子引发处理后可促进幼苗根系生长和生物量的提高，以 0.4 mmol • L^{-1} 的浓度最佳。

(3)CeO_2NP_S 种子引发处理后，可通过激发萌发有关酶活性、增加代谢产物等方式提高种子的发芽率，还可

通过记忆效应，提高抗氧化物含量、促进 ASA-GSH 循环从而降低脂质过氧化、缓解氧化应激来提高幼苗的耐盐性。CeO_2NPs 可作为一种纳米引发剂促进植物在盐胁迫下的生长发育。

参考文献

RAFFAELLA B, WALTER C, ANDREA G, et al., 2022. A stressful life: how plants cope with multiple biotic and abiotic adverse factors[J]. Plant Stress, 5: 10095.

SCHNEIDER K, SCHLEGEL HG, 1981. Production of superoxide radicals by soluble hydrogenase from *Alcaligenes eutrophus* H16[J]. Biochem J, 193(1): 99-107.

DEINLEIN U, STEPHAN AB, HORIE T, et al., 2014. Plant salt-tolerance mechanisms[J]. Trends Plant Sci, 19(6): 371-379.

高俊凤，2006. 植物生物学试验指导[M]. 北京：高等教育出版社：208-230.

GAO ZQ, ZHANG JY, ZHANG J, et al., 2022. Nitric oxide alleviates salt-induced stress damage by regulating the ascorbate–glutathione cycle and Na^+/K^+ homeostasis in *Nitraria tangutorum* Bobr[J]. Plant Physiol Biochem: 173: 46-58.

GAMMOUDI N, KARMOUS I, ZERRIA K, et al., 2020. Efficiency of pepper seed invigoration through hydrogen peroxide priming to improve in vitro salt and drought stress tolerance[J]. Hort, Environ Biotechnol, 61: 703-714.

GOHARI G, ZAREEI E, ROSTAMI H, et al., 2021. Protective effects of cerium oxide nanoparticles in grapevine (*Vitis vinifera* L.) cv. flame seedless under salt stress conditions[J]. Ecotoxicol Environ Safety, 220: 112402.

GOYAL V, JHANGHEL D, MEHROTRA S, 2021. Emerging warriors against salinity in plants: Nitric oxide and hydrogen sulphide[J]. Physiol Plant, 171(4): 896-908.

GUI X, ZHANG ZY, LIU ST, et al., 2015. Fate and phytotoxicity of CeO_2 nanoparticles on lettuce cultured in the potting soil environment[J]. PLoS One, 10(8): e0134261.

HASSANPOURAGHDAM MB, MEHRABANI LV, BONABIAN Z, et al., 2022. Foliar application of cerium oxide-Salicylic acid nanoparticles (CeO_2:SA Nanoparticles) influences the growth and physiological responses of *Portulaca oleracea* L. under salinity[J]. Int J Mol Sci, 23(9): 5093.

HUSSAIN S, NISAR F, BHATT A, et al., 2022. Redox priming alleviates dormancy and improves salinity tolerance of seeds and seedlings of medicinal halophyte *Zygophyllum simplex* L. [J]. J Appl Res Med Aromat Plant , 30: 100384

KE QB, YE J, WANG BM, et al., 2018. Melatonin mitigates salt stress in wheat seedlings by modulating polyamine metabolism[J]. Front Plant Sci, 9: 914.

KHAN MN, LI YH, KHAN Z, et al., 2021. Nanoceria seed priming enhanced salt tolerance in rapeseed through modulating ROS homeostasis and α-amylase activities[J]. J Nanobiotechnol, 19(1): 276.

LIU XH, WANG RH, WANG WC, et al., 2021. Effect of potassium sulfate and magnesium chloride combination on germination of sugar beet seeds.[J]. Sugar crops China, 43(0): 61-65. [刘晓晗，王荣华，王维成，等，2021. 硫酸钾与氯化镁组合对甜菜种子萌发的影响[J]. 中国糖料，43(3)：61-65.]

LIZZI D, MATTIELLO A, PIANI B, et al., 2020. Germination and early development of three spontaneous plant species exposed to nanoceria ($nCeO_2$) with different concentrations and particle sizes[J]. Nanomater Basel, 10(12): 2534.

NAKANO Y, ASADA K, 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts[J]. Plant Cell Physiol, 22(5): 867-880.

NEWKIRK GM, WU HH, SANTANA I, et al., 2018. Catalytic scavenging of plant reactive oxygen species in vivo by anionic cerium oxide nanoparticles[J]. J Visualized Exp: joVE, (138): 58373.

NOOR R, YASMIN H, ILYAS N, et al., 2022. Comparative analysis of iron oxide nanoparticles synthesized from ginger (*Zingiber officinale*) and cumin seeds (*Cuminum cyminum*) to induce resistance in wheat against drought stress[J]. Chemosphere, 292: 133201.

NOUMAN W, AZIZ U, 2022. Seed priming improves salinity tolerance in *Calotropis procera* (Aiton) by increasing photosynthetic pigments, antioxidant activities, and phenolic acids[J]. Biol, 77: 609-626.

PRAKASH V, PERALTA-VIDEA J, TRIPATHI DK, et al., 2021. Recent insights into the impact, fate and transport of cerium oxide nanoparticles in the plant-soil continuum[J]. Ecotoxicol Environ Safety, 221: 112403.

RAWASHDEH RY, HARB AM, AIHASAN AM, 2020. Biological interaction levels of Zinc oxide nanoparticles; lettuce seeds as case study[J]. Heliyon, 6(5): e03983.

RONG ZY, JIANG DJ, CAO JL, et al., 2022. Endophytic fungus *Serendipita indica* accelerates ascorbate-glutathione cycle of white clover in response to water stress[J]. Front Microb, 13: 967851.

ROSSI L, ZHANG WL, LOMBARDINI L, et al., 2016. The impact of cerium oxide nanoparticles on the salt stress responses of *Brassica napus L*[J]. Environ Pollut, 219: 28-36.

SARDAR R, AHMED S, SHAH AA, et al., 2022. Selenium nanoparticles reduced cadmium uptake, regulated nutritional homeostasis and antioxidative system in *Coriandrum sativum* grown in cadmium toxic conditions[J]. Chemosphere, 287(Pt 3): 132332.

SHA HJ, HU WC, JIA Y, et al., 2017. Effect of exogenous salicylic acid, proline, and γ-Aminobutyric acid on yield of rice under salt stress[J]. Acta Agron Sin, 43(11): 1677-1688. [沙汉景，胡文成，贾琰，等，2017. 外源水杨酸、脯氨酸和γ-氨基丁酸对盐胁迫下稻产量的影响[J]. 作物学报，43(11)：1677-1688.]

SHANG YF, HASAN MK, AHAMMED GJ, et al., 2019. Applications of nanotechnology in plant growth and crop protection: A Review[J]. Mol, 24(14): 2558.

VELIKOVA V, YORDANOV I, EDREVA A, 2000. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: Protective role of exogenous polyamines[J]. Plant Sci, 151(1): 59-66.

王立浩，马艳青，张宝玺，2019. 我国辣椒品种市场需求与育种趋势[J]. 中国蔬菜，(8)：1-4.

WANG SY, JIAO HJ, FAUST M, 1991. Changes in ascorbate, glutathione, and related enzyme activities during thidiazuroninduced bud break of apple[J]. Physiol Plant, 82(2): 231-236.

XIAO ZL, 2022. Effects of salt stress on growth, physiological characteristics, yield and quality of processed pepper[D]. Xinjiang Agricultural Univ: 7-34. [肖中林. 2022. 盐胁迫对加工辣椒生长、生理特性、产量及品质的影响[D]. 新疆农业大学：7-34.]

YAN SP, CHONG PF, ZHAO M, 2022. Effect of salt stress on the photosynthetic characteristics and endogenous hormones, and: A comprehensive evaluation of salt tolerance in *Reaumuria soongorica* seedlings[J]. Plant Signal Behav, 17(1): 2031782.

YANG H, DAI LJ, WEI YX, et al., 2020. Melatonin enhances salt stress tolerance in rubber tree (*Hevea brasiliensis*) seedlings[J]. Ind Crops Prod, 145(C): 111990.

YIN FM, ZHANG SY, CAO BL, et al., 2021. Low pH alleviated salinity stress of ginger seedlings by enhancing photosynthesis, fluorescence, and mineral element contents[J]. Peer J, 9: e10832.

ZHANG L, 2017. Effects of plant growth promoters on the growth and stress resistance of maize[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural univ: 3-27. [张璐，2017. 植物生长促进剂对玉米生长的影响及抗逆效应研究[D]. 武汉：华中农业大学：3-27.]

ZHANG TJ, CHEN YJ, LIU JZ, 2019. Characteristics of soil salinization in coastal wetlands based on canonical correspondence analysis[J]. Acta Ecol, 39(9): 3322-3332. [张天举，陈永金，刘加珍，2019. 基于典范对应分析的滨海湿地土壤季节性盐渍化特征[J]. 生态学报，39(9)：3322-3332.]

ZHANG WH, XIE Y, WU Y, et al., 2022. Amelioration of salt-induced damage on alfalfa by exogenous application of silicon[J]. Grassland Sci, 68(1): 60-69.

ZHAO LJ, PENG B, HERNANDEZ-VIEZCAS JA, et al., 2012. Stress response and tolerance of *Zea mays* to CeO_2 nanoparticles: cross talk among H_2O_2, heat shock protein and lipid peroxidation[J]. ACS Nano, 6(11): 9615-9622.

ZHOU XD, JIA XR, ZHANG ZH, et al., 2022. $AgNP_s$ seed priming accelerated germination speed and altered nutritional profile of Chinese cabbage[J]. Sci Total Environ, 808: 151896.

ZOU XX, HU BW, XIONG C, et al., 2022. Review and prospects of pepper breeding for the past 60 years in China[J]. Acta Hortic Sin, 49(10): 2099-2118. [邹学校，胡博文，熊程，等，2022. 中国辣椒育种 60 年回顾与展望[J]. 园艺学报，49(10)：2099-2118.]